



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RAFAELA BOBATO

BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPARATIVA DE *Chiroxiphia caudata* NA FLORESTA
ATLÂNTICA SUBTROPICAL

CURITIBA
2016

RAFAELA BOBATO

BIOLOGIA REPRODUTIVA E COMPARATIVA DE *Chiroxiphia caudata* NA FLORESTA
ATLÂNTICA SUBTROPICAL

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção
do grau de Mestre em Ecologia e Conservação, no Curso
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de
Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof^o Dr. James Joseph Roper

CURITIBA
2016

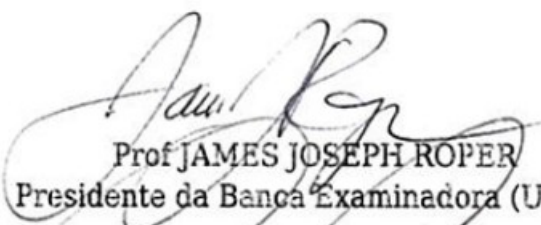


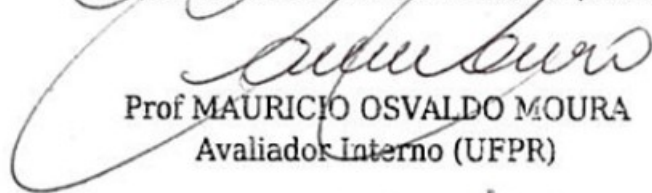
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
Código CAPES: 40001016048P6

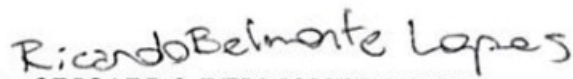
TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de RAFAELA BOBATO, intitulada: "**Biologia reprodutiva e comparativa de *Chiroxiphia caudata* na Mata Atlântica subtropical**", após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO.

Curitiba, 24 de Maio de 2016.


Prof JAMES JOSEPH ROPER
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)


Prof MAURICIO OSVALDO MOURA
Avaliador Interno (UFPR)


Prof RICARDO BELMONTE LOPES
Avaliador Externo (UFPR)

Dedico esse trabalho àquele que me fez querer trabalhar com um passarinho azul que dança pras fêmeas. Infelizmente não pude lhe agradecer em vida, mas acredito fielmente que sentia a gratidão em meus olhos em cada aula, em cada pergunta, em cada momento de convivência. Pelo papel que teve em minha formação como bióloga, e pelo crescimento pessoal que me proporcionou, não teria como ser diferente. Dediquei esse trabalho a você desde o início. Peço desculpas pelas vezes em que desanimei.

In memoria Prof^o Dr. Ademar Scortegagna.

AGRADECIMENTOS

Precisarei dividir os agradecimentos em etapas, uma vez que o projeto inicialmente começou a ser desenvolvido em uma área e posteriormente devido a n fatores precisei mudar de área. À etapa de Guaraqueçaba agradeço imensamente a oportunidade de ter trabalhado com equipes da EarthWatch que me proporcionaram imenso conhecimento e uma ajuda com a captura e marcação sem comparação, em especial à Chris e ao Arthur. E com o mesmo mérito agradeço às donas da fazenda Guyrá onde o trabalho estava sendo realizado: Fernanda e Rachel e ao caseiro Ronaldo, todos sempre simpáticos e solícitos.

Agradeço a todos aqueles que ajudaram no trabalho de campo, seja em Guaraqueçaba, em Piraquara, ou em ambos! Especialmente àqueles mais presentes como a Talita e o Guto, ao Lucas e ao Rubens. Ainda em relação ao campo, agradeço imensamente ao José Carraro que foi fundamental para que eu conhecesse os locais do parque por onde eu andaria e a quem caso algo acontecesse seria a única pessoa, além da Talita e do Guto, que saberia onde eu poderia estar. Agradeço da mesma maneira às seguranças do alojamento do parque, à Cláudia e à Martha. E um agradecimento especial à bióloga gestora do parque, Ana, que sempre me incentivou e acompanhou meu trabalho na área.

Agradeço ao Fabrício, a Duane e ao Lucas, alunos da pós da botânica, que me auxiliaram na identificação das plantas. A todos que me auxiliaram na redação com correções, ideias, sugestões de bibliografia: Talita, Felipe, Luciana e André.

Agradeço também aos momentos de descontração proporcionados por todos os meus amigos, e até pelo grupo chamado “Rivotril do mestrado” onde parecia mais uma sessão terapia em grupo para as lamentações dos desesperos vividos em cada fase. E falando em desespero, agradeço à minha psicóloga que sempre me auxiliou a encontrar o foco e que me permitiu ver qual a real importância disso em minha vida. Agradeço à minha família pelos momentos em que me auxiliaram e/ou me forneceram apoio.

Agradeço em última instância mas não com menos importância ao meu orientador que sempre puxou minha orelha pelas dificuldades de comunicação, que na maior parte das vezes foi o que permitiu que alguns erros ocorressem. E como ele mesmo me disse “erros fazem parte da aprendizagem!”.

Agradeço aos órgãos IAP e SISBio pelas licenças concedidas, e à CAPES pela bolsa de estudo.

Não posso esquecer dos meus genes de teimosia. Sempre graças a eles me mantive no

caminho, mesmo que a passos lentos quando as coisas pareciam desandar. Agradeço também aos maravilhosos encontros inesperados em meio à floresta, seja me surpreendendo ou me deixando com medo. São boas histórias que terei na memória. Seja o dia em que encontrei o ninho que brinquei que encontraria, porque nunca esperaria realmente encontrar, ou sejam os vários dias em que após eu passar pela trilha no retorno haviam muitas marcações de onça. Boas histórias que terei para contar aos meus netos – se realmente vierem a existir! Espero que não ouçam apenas histórias mas que eu possa levá-los ao contato com a natureza para ver com os próprios olhos as maravilhas que um dia eu mesma vi. A esperança de que tudo isso se mantenha afinal tem de ser a última a morrer!

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante de meus olhos.”

Isaac Newton

RESUMO

Estudos de história de vida buscam compreender as causas e as consequências nas estratégias de história de vida e entre os distintos sistemas de acasalamento. Aves tropicais tendem a ter um ritmo de reprodução mais lento em comparação com aves de latitudes mais elevadas. Espécies com cuidado uniparental são raras em latitudes mais elevadas e mais comuns em regiões próximas ao equador. Nestas espécies, o ciclo reprodutivo deve ser mais longo, dado que um único adulto cuida da prole. Para testar essas ideias, examinamos a reprodução e as atividades de cuidados parentais em uma espécie frugívora, de cuidado uniparental e poligâmica, *Chiroxiphia caudata*, durante o ciclo reprodutivo de 2014-2015. Posteriormente, comparamos os dados obtidos com registros publicados de uma espécie simpátrica, de cuidado biparental e hábito alimentar insetívoro, *Rhopias gularis*. As atividades de cuidado parental foram registradas para *C. caudata* usando câmeras trap e filmadoras, sendo as imagens e vídeos posteriormente analisados. Os ninhos foram monitorados até a falha ou sucesso e os filhotes foram medidos e pesados para estimar as taxas de crescimento. O ciclo de nidificação (sem construção do ninho) durou 93 dias, com um intervalo de incubação 17,5 dias e 18,1 dias para o período de ninhego, o ciclo ninho é considerado relativamente longo (36 dias) para um pequeno passeriforme. A atividade no ninho medida como a taxa de chegada no ninho, foi de 2,9 visitas hora⁻¹ durante a incubação e de 11,1 visitas hora⁻¹ durante a fase de ninhego. A taxa de permanência no ninho foi maior durante a incubação (81%; n = 25), do que na fase de ninhego (0,53%; n = 21). A predação por sua vez manteve-se constante ao longo de todo o ciclo de (0,985, SE = 0,05 dia⁻¹). Além disso, *C. caudata* e *R. gularis* tiveram probabilidades de sucesso do ninho semelhante, mesmo com suas diferentes estratégias de acasalamento e com duração do período de ninho sendo mais curto para a última. A predação não foi influenciada pela atividade dos pais, e enquanto é constante ao longo do ciclo para *C. caudata* é variável em *R. gularis*, com sucesso menor durante o período de incubação. Futuros estudos com estas e outras espécies podem ajudar a esclarecer melhor como as histórias de vida são influenciadas por amplos padrões regionais.

PALAVRAS-CHAVE: taxa de sobrevivência diária; história de vida; cuidado parental; ciclos reprodutivos.

ABSTRACT

Life history studies attempt to understand the causes and consequences in life history strategies and between different mating strategies. Tropical birds tend to have a slower paced reproduction in comparison to birds from higher latitudes. Uniparental care species are also rare at higher latitudes and more common nearer the equator. In these species, the nesting cycle should be longer, because only the single parent cares for the offspring. To test these ideas, we examined breeding and parental care activities in a frugivorous, polygamic, uniparental species, *Chiroxiphia caudata*, during the 2014-2015 breeding cycle. We then compared those data with published records of sympatric, insectivorous, biparental care species, *Rhopias gularis*. Parental care activity was measured at nests using a camera trap and its time-lapse and motion detecting functions. Nests were monitored until failure or success and nestlings were measured to estimate growth rates. The nesting cycle lasted 93 days (without the nest construction period), with a 17.5 day incubation interval and 18.1 day nestling period, the nest cycle is relatively long (36 days) for a small passerine. Attentiveness as measured as the rate of arriving at the nest, was 2.9 visits hour⁻¹ during incubation and 11.1 visits hour⁻¹ during the nestling phase. Rate of permanence in the nest was higher during the incubation (81%; n = 25) than in the nestling stage (53%; n = 21). Predation remained constant over the entire cycle (0.985, SE = 0.05 day⁻¹). Also, *C. caudata* and *R. gularis* had similar likelihoods of nest success, despite their different strategies and the shorter nesting interval of the latter. Thus, predation does not seem to be influenced by activity and while constant along the nest cycle in *C. caudata* is variable in *R. gularis*, with much lower success during incubation. Further study is needed for these and other species to better disentangle how life histories are influenced by broad regional patterns.

KEY-WORDS: daily survival rate; life history; parental care; breeding cycles.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Representação de como foi medida a distância (em cm) do ninho à margem do rio. A margem foi utilizada como marco zero, tendo os ninhos sobre a água distâncias positivas e os ninhos em ambientes terrestres distâncias negativas..... 39
- Figura 2** - Comparação da probabilidade de sobrevivência até a saída do ninho entre as espécies *Chiroxiphia caudata* e *Rhopias gularis*. A separação em duas partes mostra que a taxa diária é constante para *C. caudata*, enquanto varia entre as duas fases (incubação, ninhego) para *R. gularis*. (Lima 2015). Os dias são expressos como dias até sair do ninho. Note que *R. gularis* (valores entre parênteses) demora menos tempo para sair do ninho após a eclosão do que *C. Caudata*..... 40
- Figura 3** - Comparação entre as espécies *Chiroxiphia caudata* e *Rhopias gularis* das taxas de crescimento de algumas variáveis morfológicas durante o período de ninhego. O modelo de crescimento utilizado foi padronizado, sendo as medidas para as duas espécies expressas como porcentagem (x 100). A padronização levou em consideração a medida na data em relação ao valor máximo da variável e a idade máxima ao sair do ninho. Note que as duas espécies crescem do mesmo jeito, mas, a espécie insetívora tem uma maior taxa de crescimento para o bico do que a espécie frugívora..... 41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Estimativa da taxa de sobrevivência diária para <i>Chiroxiphia caudata</i> , com modelos que consideram a incubação e a fase de ninhego separadamente com os respectivos valores de AICc que permitem notar que a taxa é constante independente do período.....	37
Tabela 2 - Comparação entre adultos de <i>Chiroxiphia caudata</i> e <i>Rhopias gularis</i> nas variáveis morfológicas e o peso. Estas medidas incluem os valores máximos que foram utilizadas para a padronização relativa das taxas de crescimento (Figura 2).....	38

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	13
MATERIAL E MÉTODOS.....	17
1 ÁREA DE ESTUDO.....	17
2 ESPÉCIES MODELO DO ESTUDO.....	17
3 COLETA DOS DADOS.....	18
4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	20
RESULTADOS.....	22
1 BIOLOGIA REPRODUTIVA DE <i>Chiroxiphia caudata</i>	22
2 COMPARAÇÃO DA SOBREVIVÊNCIA DIÁRIA E DO CRESCIMENTO DOS NINHEGOS DE <i>Chiroxiphia caudata</i> E <i>Rhopias gularis</i>	24
DISCUSSÃO.....	25
BIBLIOGRAFIA.....	30
ANEXOS.....	42

INTRODUÇÃO

A variação latitudinal na biologia reprodutiva (*e.g.*, tamanho de prole e predação nos ninhos) das aves é a base de uma das principais ideias que relaciona variações nas características das espécies em função do gradiente latitudinal e altitudinal, relacionados à temperatura, luminosidade e gradiente de espécies (Martin 1996, 2004; Roper *et al.* 2010; Boyce *et al.* 2015; Hille & Cooper 2015). As variações nas características da história de vida e comportamento (Réale *et al.* 2010), assim como as variações fisiológicas (Tieleman *et al.* 2005; Versteeg *et al.* 2012), se enquadram num eixo lento-rápido de ritmo de vida (Ricklefs 2000). As aves das regiões tropicais possuem ritmo de vida lento, com estações reprodutivas mais longas (Baker 1939; Griebeler *et al.* 2010), ciclos de ninhos mais longos (Ricklefs & Brawn 2013), ninhadas de tamanhos menores (Skutch 1985) e menor sucesso reprodutivo (Ricklefs 1969) em relação a aves de regiões temperadas (Roper 2005; Griebeler *et al.* 2010; Roper *et al.* 2010; Hille & Cooper 2015). As diferenças latitudinais não se restringem somente à padrões reprodutivos. Gradientes de diversidade em vários grupos de seres vivos também já foram notados, e várias hipóteses foram levantadas para explicá-los (Pianka 1966), algumas das quais relacionadas também às características da história de vida das aves (*e.g.*, hipótese da predação).

Existem vários fatores que podem ter influenciado a evolução das características de histórias de vida que estão associados com a latitude. As regiões tropicais diferem das regiões temperadas em relação à estabilidade climática diária e sazonal, devidas principalmente à fatores abióticos (luminosidade e temperatura; Janzen 1967). Esses fatores acabam regindo as respostas evolutivas nas comunidades de diferentes regiões, moldando as características de história de vida por meio de um *trade-off* entre investir energia para sobreviver e para se reproduzir. A teoria da seleção *r* e *K* (MacArthur & Wilson 1967; Pianka 1970) foi um dos primeiros modelos preditivos a respeito disso. Nessa teoria, de maneira simplista, espécies *r*-

estrategistas investem em reprodução (maior número de descendentes - quantidade), enquanto espécies K-estrategistas investem em sobrevivência (menor número de descendentes com mais cuidados parentais – qualidade). Fatores bióticos como a disponibilidade de alimento, predação e sobrevivência dos adultos que estão relacionados à maior estabilidade climática ou maior sazonalidade de uma região também influenciam as estratégias reprodutivas e as características de história de vida. Assim é nítida a atuação distinta da seleção natural nos trópicos e nas regiões temperadas (Dobzhanski 1950).

Dentre as características de história de vida das aves referentes à padrões reprodutivos latitudinais, as mais bem estudadas são o tamanho de ninhada e a sobrevivência dos adultos (Martin *et al.* 2000; Martin 2002, 2015; Jetz *et al.* 2008). Em ambientes mais estáveis - tropicais – a disponibilidade alimentar é mais constante ao longo do ano (Lack 1947; Högstedt 1980; Crowell & Rothstein 1981) e a maior longevidade das espécies permite investimento em qualidade (poucos filhotes = ninhadas menores, com mais cuidado parental), de forma a considerar as possibilidades de reprodução no futuro tendo ninhadas menores (Charnov & Krebs 1974). A predação é outro fator importante para explicar as ninhadas menores nas Crowell & Rothstein 1981) e a maior longevidade das espécies permite investimento em qualidade, de forma a considerar as possibilidades de reprodução no futuro tendo ninhadas menores (Charnov & Krebs 1974). A predação é outro fator importante para explicar as ninhadas menores nas regiões tropicais. Essas regiões têm um maior número de predadores em relação à regiões temperadas (Pianka 1966), assim, a probabilidade de predação em ambientes tropicais é maior. A hipótese da predação de ninhos considera que ninhadas maiores exigem maiores taxas de visitação ao ninho (cuidado parental), assim a probabilidade de um predador encontrar o ninho pela atividade dos pais é maior (Skutch 1949, Snow 1962, 1978). Dessa maneira a estratégia de redução do tamanho da ninhada para diminuir a taxa de visitação e o risco de predação parece ser justificada. Ou seja, as altas taxas de predação

podem estar selecionando tamanhos de ninhada menores de forma a reduzir também o investimento em uma única tentativa reprodutiva (Slagsvold 1982, 1984; Martin 1995).

Por outro lado ambientes mais sazonais, como as regiões temperadas, são mais estressantes em razão da redução na disponibilidade de alimentos durante a estação fria, e também aos riscos associados à migração que é comum às espécies que se reproduzem nessas áreas (Jetz *et al.* 2008). Ambos os fatores levam à maiores taxas de mortalidade dos adultos (Ricklefs 1997, Martin 2015). Portanto, espécies que vivem em altas latitudes acabam investindo em ninhadas maiores para aproveitar os curtos momentos de fartura de alimentos.

Além do *trade-off* de uma espécie em alocar energia para a sobrevivência ou para a reprodução, no que se refere à reprodução em si, as diferenças entre os sistemas de acasalamento existentes despertam grande interesse no que se refere a biologia reprodutiva. Aqui há outro *trade-off*: entre os benefícios destinados à prole (crescimento e sobrevivência) e o custo disso aos pais (probabilidade de sobrevivência e reprodução futuras; Martin 1987, Clutton-Brock 1991). Como o número de pais responsáveis pelo cuidado parental em um sistema monogâmico biparental ($n = 2$) e poligâmico uniparental ($n = 1$) é diferente, e dado o *trade-off* acima, é esperado que isso influencie nas características de história de vida e na sobrevivência dos filhotes. O número de indivíduos que participam do cuidado parental pode ser um fator limitante ao tamanho da ninhada (dois indivíduos se desgastam menos alimentando mais filhotes do que apenas um adulto), à duração do tempo de ninho, e consequentemente à duração da estação reprodutiva (que pode ser maior se há apenas um indivíduo fornecendo cuidado parental). Em contrapartida, levando em consideração a hipótese da predação (Skutch 1965) pode-se esperar que: 1) dois indivíduos visitando o ninho para alimentar os filhotes podem ter uma taxa de visitação maior, comparado a somente um indivíduo cuidando, e assim denunciar o ninho para os predadores com mais facilidade; porém, também é possível que: 2) a presença de dois indivíduos possa permitir que um

indivíduo despiste a atenção do predador enquanto o outro alimenta os filhotes (Cody 1966), o que não é possível quando o cuidado é uniparental.

O tipo de alimentação também pode ser um fator limitante no que condiz às características propostas no padrão latitudinal de características reprodutivas. Uma alimentação insetívora é mais rica em proteínas em comparação a uma dieta frugívora que contém mais carboidratos (Jenkins 1969), de tal maneira que ninhegos de passeriformes insetívoros podem crescer mais rapidamente reduzindo o tempo de estadia no ninho em comparação com frugívoros (Morton 1973). Por outro lado, encontrar insetos é uma tarefa mais difícil e que exige mais tempo do que encontrar frutos, já que as aves podem conhecer onde está uma planta em frutificação e pode ali obter alimento em grande quantidade (Snow 1965; Lill 1976). Dessa forma, a dieta frugívora pode ser compensadora por permitir alimentar os filhotes por regurgito (Snow & Snow 1979), o que pode diminuir a taxa de visitação ao ninho.

Nesse sentido, os objetivos desse trabalho são: 1) descrever aspectos da biologia reprodutiva de *Chiroxiphia caudata*, uma espécie poligâmica, de cuidado uniparental e frugívora, 2) contextualizar as características reprodutivas dessa espécie no paradigma latitudinal, 3) comparar, dentro da mesma latitude, a taxa de sobrevivência diária (fator – predação), e a taxa de crescimento de *C. caudata* e *Rhopias gularis*, uma espécie simpátrica, monogâmica, de cuidado biparental, insetívora, e que reproduz nos mesmos ambientes. É esperado que as diferenças entre os sistemas de acasalamento (monogâmico e poligâmico) que são refletidas no cuidado parental (biparental e uniparental) proporcione uma maior taxa de sobrevivência diária em *C. caudata* quando comparada a *R. gularis*. Da mesma maneira, em razão do número de indivíduos que participam do cuidado parental, é esperado que o tempo de ninho seja maior em *C. caudata* quando comparada a *R. gularis*. Consequentemente, também é esperado que a taxa de crescimento seja mais lenta em *C. caudata* quando

comparada a *R. gularis*, não só pelo tempo de ninho ser maior em *C. caudata*, mas também pela diferença na dieta alimentar.

MATERIAL E MÉTODOS

1 ÁREA DE ESTUDO

O monitoramento da reprodução de *C. caudata* foi realizado durante um ciclo reprodutivo (de agosto de 2014 a março de 2015) no Parque Estadual Pico do Marumbi – Mananciais da Serra (25° 29' S, 48° 59' W, 938, 1016 m de elevação), no município de Piraquara, Paraná, Brasil. A área está inserida no maior remanescente de Floresta Atlântica, na Serra do Mar no estado do Paraná. A vegetação no parque é caracterizada como uma região de transição entre a Floresta Ombrófila Mista e a Floresta Ombrófila Densa Montana (Reginato e Goldenberg 2007). O parque possui cerca de 8745 ha, enquanto a área de estudo nos Mananciais da Serra corresponde a uma área de 16.4 ha.

As informações reprodutivas de *Rhopias gularis* foram coletadas em uma área particular no município de Morretes com aproximadamente 80ha no Paraná, Brasil (25° 36' S, 48° 48' W, 450, 600 m de elevação) entre junho de 2011 a março de 2014. A vegetação na área é caracterizada como Floresta Ombrófila Densa Montana (para mais detalhes ver Lima 2015).

2 ESPÉCIES MODELO DO ESTUDO

A espécie foco deste trabalho é *Chiroxiphia caudata* (Shaw & Nodder, 1793), conhecida popularmente como tangará dançarino, que é uma espécie pertencente à família Pipridae (Aves: Passeriforme). Essa espécie possui dimorfismo sexual acentuado, é frugívora, e possui sistema de acasalamento de poliginia de lek. Seu ninho aberto em forma de taça é feito com fibras secas de plantas, musgos e possui prolongamentos das fibras e folhas pendendo para fora do ninho, feito em bifurcações de árvores e arbustos (Snow 2016),

semelhante ao que é encontrado para *C. linearis* (Foster, 1976).

A espécie usada para a comparação é *Rhopias gularis* (Spix, 1825), que pertence à família *Thamnophilidae*, e popularmente é conhecida como choquinha-de-garganta-pintada. Apresenta leve dimorfismo sexual, hábito alimentar insetívoro e monogamia como sistema de acasalamento (Zimmer & Isler 2016). O ninho também é aberto e feito com fibras, musgos e folhas, localizados em forquilhas de árvores e arbustos em sua grande maioria próximos a alguma fonte de água (Perrella *et al.* 2015). A distribuição de *R. gularis* se encaixa dentro da área de distribuição de *C. caudata* sendo simpátricas e por utilizar os mesmos ambientes para a reprodução são também sintópicas.

3 COLETA DOS DADOS

No período de abril de 2014 a dezembro de 2015 foram realizadas capturas dos adultos com o uso de redes de neblina. As capturas foram realizadas quinzenalmente durante os períodos não reprodutivos, e conforme a atividade dos machos na época da reprodução. Os indivíduos capturados foram marcados com combinações únicas de anilhas coloridas e de metal numerada fornecidas pelo CEMAVE/ICMBio. Todos os indivíduos capturados tiveram suas medidas morfológicas e o peso registrados (Anexo I). Para isso foram obtidas fotografias das estruturas morfológicas das aves utilizando uma câmera digital (Cannon SX130) e uma régua como escala, e posteriormente essas fotografias foram analisadas utilizando o programa Image J (Schneider *et al.* 2012). O peso foi obtido utilizando uma balança digital (Digi Weigh, com precisão de 0.01 g). Os indivíduos também foram classificados quanto à idade, se jovem ou adulto, e quanto ao sexo sempre que possível.

A busca por ninhos foi iniciada no mês de agosto de 2014. A busca ativa ocorreu ao longo de dois rios na área de estudo, o Rio do Carvalho e o Rio do Salto, e outras buscas foram realizadas seguindo a atividade de algumas fêmeas na mata. Assim que os ninhos foram

encontrados, uma amostra da planta, onde este estava, foi coletada para posterior identificação. Também foi medida a altura do ninho com o auxílio de uma trena, a altura da árvore (por estimativa quando não era possível medir) e a distância que o ninho se encontrava da margem do rio. Por serem, na sua maioria, localizados sobre a água utilizamos medidas positivas do ninho sobre a água até a margem, e nos casos de ninhos em terra a medida até o curso de água mais próximo foi considerada negativa (Figura 1). Os ninhos foram monitorados aproximadamente a cada três dias (Martin & Guepel 1993) para determinar a duração das fases da reprodução (incubação e ninhego) e posteriormente o destino do ninho (sucesso ou insucesso).

Na fase de postura, assim que um ovo era posto, os ninhos foram monitorados pelos dois dias seguintes para determinar se a postura ocorre em dias consecutivos ou alternados. A proporção de tempo usada para a incubação foi monitorada com o uso de uma câmera trap (Moultrie) instalada a uma distância mínima de 3 m programada para tirar fotos a cada minuto (*time lapse*). Ninhos encontrados durante o período de incubação foram monitorados apenas durante o dia, por no mínimo dois dias consecutivos. Com as câmeras trap foram obtidas fotos onde a fêmea estava ou não presente no ninho. Cada mudança de status “fora-dentro → chegada” e “dentro-fora → saída” em um dado tempo amostral permitiu estimar a taxa de visitação ao ninho para aquela réplica. E o intervalo entre os status “dentro” → “fora”, que corresponde ao tempo em que a fêmea permaneceu no ninho, permitiu estimar a porcentagem de tempo em que ela permaneceu no ninho.

Após a eclosão dos ovos, na fase de cuidado parental dos ninhegos, os ninhos foram filmados a cada três dias, desde o dia da eclosão até o dia em que os ninhegos deixaram o ninho ou foram predados. As câmeras utilizadas para a filmagem do cuidado parental foram Samsung, Nokia e JVC Quad Proof Full HD 60x, todas com zoom e impermeáveis. As câmeras foram instaladas em árvores próximas aos ninhos com o auxílio de um tripé, e

deixadas filmando por um tempo mínimo de uma hora e máximo de 4 horas. Após cada filmagem os ninhegos foram pesados e medidos por fotografia (software Image J; tarso, cabeça e bico – comprimento, largura e espessura) com os mesmos equipamentos utilizados para as medições dos adultos e dos ovos. Com as filmagens, da mesma maneira que para o período de incubação, foram estimadas as taxas de visitação e de permanência da fêmea no ninho. Os ninhegos foram identificados através de um corte da unha de uma das falanges distais sempre que haviam dois filhotes no ninho, e com a idade de 10 a 17 dias foram marcados com combinações únicas de anilhas coloridas e metálicas numeradas. O ninho monitorado foi considerado como tendo sucesso sempre que os filhotes conseguiram deixar o ninho.

As datas de postura, eclosão e saída dos filhotes do ninho, quando não foram obtidas durante as observações em um ninho, foram posteriormente estimadas a partir da duração de cada uma dessas fases reprodutivas nos ninhos em que foi possível obter essas informações completas. Estas datas foram usadas para estimar a duração dos ciclos de ninho (período de incubação e período de ninhego) e a duração da estação reprodutiva. As mesmas informações a respeito de *R. gularis* foram disponibilizadas por André M. X. Lima (comunicação pessoal).

4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para *C. caudata*, durante o período de incubação e de cuidado com os ninhegos, foram calculadas as taxas de visitas ao ninho, como número de visitas por hora, a partir das amostragens feitas com câmeras trap e filmadoras. A taxa de sobrevivência diária dos ninhos de *C. caudata* foi estimada usando a função logit-link do programa MARK (White & Burnham 1999). Essa taxa foi estimada separadamente para as fases de incubação e ninhego, e posteriormente, agregando-as. Para verificar se havia uma diferença (> 2) entre os três modelos (incubação, ninhego, incubação e ninhego) foi utilizado o critério de informação de

Akaike (AICc). E assim escolher o modelo mais informativo para se fazer a comparação com a taxa de sobrevivência diária da espécie *R. gularis*.

Para comparar as duas espécies, que são filogeneticamente distantes entre si, as medidas morfológicas e a idade dos ninhegos foram relativizadas às medidas dos adultos (Tabela 1) e à duração do período de ninhego como forma de padronizar as medidas das duas espécies para as comparações. As medidas morfológicas médias dos adultos, assim como a duração média do período de ninhego de cada espécie foram utilizadas como sendo cem por cento do tamanho que os filhotes podem atingir e do tempo que os filhotes tendem a ficar no ninho. A relação entre o crescimento padronizado de cada uma das medidas morfológicas e a idade dos ninhegos foi testada por meio de uma regressão linear. Os modelos lineares, por sua vez, levaram em consideração quatro fatores explicativos (o coeficiente linear, a idade relativa, a espécie e a interação entre espécie e idade relativa). Quando algum desses fatores não foi significativo no modelo esse foi retirado e o modelo linear recalculado. Todas as análises foram realizadas nos programas R (versão 3.03) e MARK(versão 6.2), e o intervalo de confiança considerado foi de 95%.

Comparações entre as espécies

Para realizar a comparação entre os dados de sobrevivência diária de *C. caudata* com *R. gularis* foram utilizados os dados de Lima (2015). As fotografias para a taxa de crescimento dos filhotes de *R. gularis* foram cedidas pelos autores e medidas obtidas no software Image J como as demais morfológicas de *C. caudata*. Não foram realizadas filmagens ou amostragens com câmeras trap para *R. gularis*, impossibilitando uma comparação comportamental entre as taxas de visitação nos períodos de incubação e ninhego.

RESULTADOS

1 BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Chiroxiphia caudata*

No ciclo reprodutivo de 2014 foram capturados e anilhados 31 machos, 16 fêmeas e 11 filhotes de *Chiroxiphia caudata*. Foram encontrados 24 ninhos com sinais de uso nesse ciclo reprodutivo, e mais 53 ninhos já utilizados na estação reprodutiva anterior. Destes 24, cinco não foram monitorados por motivos de dificuldade de acesso. Dos 19 monitorados, oito tiveram sucesso, oito fracassaram durante a incubação e três durante a fase de ninhego. De vinte filhotes que eclodiram, foram medidos durante a fase de ninhego 16, dos quais 15 sobreviveram até sair do ninho.

A maioria dos ninhos foi encontrada em árvores da família Myrtaceae (62%, para maiores detalhes ver Anexo II) ao longo dos rios. A média de altura dos ninhos foi de 197 cm (mín = 113 cm; máx = 410 cm; mediana = 195 cm; n = 33), encontrados em árvores que tinham na média 314 cm (mín = 85 cm; máx = 650 cm; mediana = 280 cm; n = 33). Trinta ninhos estiveram sobre os rios, córregos ou riachos e apenas dois foram encontrados sobre terra. A distância média do ninho sobre o rio até a margem foi de 84 cm (amplitude das distâncias: - 600 cm a + 350 cm; mediana = - 86,5 cm; n = 32). Alguns foram encontrados uma mesma árvore e até mesmo lado a lado na mesma forquilha (estando somente um em uso). Um dos ninhos foi encontrado em galhos de bambu (*Merostachys sp.*), mas com o crescimento dos filhotes o ninho foi pendendo de maneira que os filhotes cairiam no rio antes do tempo de saírem do ninho. Para evitar a queda, o ninho foi amarrado com um barbante para o segurar na posição correta.

Os primeiros sinais de nidificação foram encontrados no início de outubro e o primeiro ninho com atividade foi encontrado já construído no dia 11 com postura do primeiro ovo no dia 17. O último ninho com atividade teve postura no início de janeiro e a saída dos filhotes foi no início de fevereiro. Assim, a duração da estação reprodutiva foi de aproximadamente 93

dias.

A postura de dois ovos ocorreu na maioria dos ninhos ($n = 22$), sendo encontrado apenas um ovo em dois ninhos, dos quais apenas um chegou a ter sucesso. A postura do segundo ovo ocorreu dois dias após a postura do primeiro (dia sim – dia não; $n = 2$). A eclosão por sua vez ocorreu em dias consecutivos ($n = 9$). O período de incubação foi de 17,5 dias (min = 16; max = 19; mediana = 17,25; $n = 10$), e o de ninhego foi de 18,1 dias (min = 17; máx = 19; mediana = 18; $n = 7$).

No período de incubação as câmeras trap monitoraram oito ninhos, totalizando 194 horas de amostragem. No período de ninhego, oito ninhos foram monitorados por intervalos de 60 – 270 min, sobre um intervalo de 2 – 3 dias, totalizando aproximadamente 44 horas no todo. Os ninhos foram monitorados com filhotes de idades entre 1 e 17 dias. A taxa de visitação ao ninho durante a fase de ninhego (2,90 visitas hora⁻¹; erro padrão = 0,228; $n = 21$) foi maior que o dobro da taxa obtida para a fase de incubação (1,11 visitas hora⁻¹; ep = 0,098; $n = 25$; $t = 7,65$; $p < 0.001$). Igualmente o tempo de permanência no ninho diferiu entre as fases, sendo maior durante a incubação (81% ; ep = 0.018; $n = 25$) em relação à fase de ninhego (53% ; ep = 0.046; $n = 21$).

O monitoramento por câmera trap registrou a predação dos ovos em dois ninhos. Em um deles foi possível identificar um gavião como predador, mas não foi possível identificar a espécie, enquanto no outro a identificação do predador não foi possível. Em outro ninho um dos ovos não eclodiu completamente e o filhote que eclodiu acabou sendo predado entre 4-7 dias depois da eclosão, quando na revisão do ninho apenas as pernas foram encontradas agarradas no interior do ninho.

A taxa de sobrevivência diária dos ninhos foi de $0,985 \pm 0,05$ dia⁻¹, e foi constante durante o intervalo de amostragem, desde a postura até a saída do ninho (Figura 2, Tabela 2). O modelo do intervalo sem discriminação entre as fases (incubação e ninhego) foi semelhante

ao modelo com os períodos separados ($\Delta AICc = 1$). Assim, concluímos que a taxa foi constante durante o intervalo inteiro, e que não houve acréscimo de predação por causa do aumento de atividade no ninho durante a fase de ninhego. A probabilidade para o ninho sobreviver da postura até a eclosão para *C. caudata* foi de 77%.

2 COMPARAÇÃO DA SOBREVIVÊNCIA DIÁRIA E DO CRESCIMENTO DOS NINHEGOS DE *Chiroxiphia caudata* E *Rhopias gularis*

A taxa de sobrevivência diária em *C. caudata* (0,985) foi semelhante à taxa de *R. gularis* durante a fase de ninhego (0,991 nos anos de 2012-2013), mas, foi maior do que as taxas para o período de incubação (0,841 – 0,958) e do que a taxa durante o ninhego no ano 2011 (0,936). Assim como a probabilidade de sobreviver até a eclosão que para *C. caudata* foi de 77% enquanto em *R. gularis* essa probabilidade variou entre 19% (para ninhos iniciais – com atividade no início do ciclo reprodutivo) e 2% (para ninhos tardios – aqueles em atividade mais no final do ciclo reprodutivo; $G = 8,23$, $gl = 1$, $p = 0,004$ para o máximo, e $G = 14,52$, $gl = 1$, $p < 0,001$ para o mínimo). Considerando o intervalo inteiro (período de incubação e de ninhego), que dura 36 dias em *C. caudata* e 31 dias em *R. gularis*, a probabilidade de sucesso para as espécies foi semelhante. A probabilidade de sobreviver até sair do ninho foi de 58% para *C. caudata*, enquanto para *R. gularis* foi de (no máximo) 41%, mas, pelo tamanho amostral, estas duas taxas são semelhantes ($G = 0,922$, $gl = 1$, $p = 0,34$).

Em geral, uma vez que *C. caudata* tem um intervalo de ninhego maior do que *R. gularis*, a taxa de crescimento desta é menor (Figura 3). Mas, quando controlamos pelo tempo, podemos ver que as espécies usam a energia para crescer diferentemente. O bico de *R. gularis* começa maior e cresce mais rapidamente do que em *C. caudata* (Figura 2B – D). As outras variáveis cresceram relativamente iguais nas duas espécies.

DISCUSSÃO

A espécie uniparental *Chiroxiphia caudata* apresentou um ciclo de ninho mais comprido (36 dias) do que a espécie biparental *Rhopias gularis* (31 dias), ainda assim, a probabilidade de sucesso foi igual. A duração da estação reprodutiva de *Chiroxiphia caudata* é relativamente curta (93 dias) para uma espécie com uma distribuição mais tropical. Na mesma latitude (regiões subtropicais) períodos semelhantes já foram encontrados para outras espécies (Lima 2015; Marques-Santos *et al.* 2015). O que seria esperado para regiões tropicais são períodos reprodutivos longos (Baker 1939, Griebeler *et al.* 2010). Períodos assim permitem mais tentativas reprodutivas, uma vez que as proles são menores e com maiores taxa de predação (Skutch 1985, Roper & Goldstein 1997). Em contrapartida os períodos de incubação (17,5 d) e de ninhego (18,1 d) foram relativamente extensos para o que era esperado baseado no padrão do paradigma latitudinal (Gill & Haggerty 2012, Ricklefs & Brawn 2013). Também foram extensos quando comparados aos períodos encontrados para outras espécies que possuem ninhos abertos na mesma localidade (Braga 2016, Marques-Santos *et al.* 2015). Entretanto, o período de incubação é semelhante ao de espécies de outros gêneros de Piprídeos, que varia entre 17 e 19 dias em algumas espécies dos gêneros *Pipra*, *Lepidothrix* e *Manacus*, e também a algumas espécies de Cotingídeos (Kirwan & Green 2012). Longos períodos de incubação em conjunção com ovos relativamente grandes, como ocorre nas duas famílias, tem sido vistos como algo que capacita o máximo de crescimento possível no ovo (Snow 1982). Em *C. caudata*, o intervalo de incubação é relativamente extenso comparado a espécies simpátricas de outras famílias (Marques-Santos *et al.* 2015; Braga 2016), que pode indicar que a espécie de cuidado uniparental é limitada quanto a sua habilidade de reduzir os períodos de incubação e de ninhego.

A taxa de visitação ao ninho foi duas vezes maior no período de ninhego em comparação com o período de incubação, o que era esperado porque a fêmea precisa fornecer

alimento aos filhotes. Da mesma maneira, a taxa de permanência no ninho foi menor durante a fase de ninhego, dado que há a necessidade não somente de suprir a própria alimentação como também dos seus filhotes. Apesar da diferença na taxa de visitação ao ninho, a taxa de sobrevivência diária para ambos os períodos foi constante ($0,985 \pm 0,05 \text{ dia}^{-1}$) mostrando que a predação não aumentou com a atividade parental, ou seja, o aumento da atividade dos pais no ninho não denunciou a localização desse aos potenciais predadores. Estudos com outras espécies de Piprídeos tem encontrado maiores taxas de predação de ninhos (Snow 2004) do que a que foi encontrada para *C. caudata*. A hipótese de Skutch (1949) não foi apoiada pelo que encontramos, onde não hoveram diferenças nas taxas de predação entre as duas fases, mesmo com maior atividade parental ocorrendo durante a fase de ninhego (Roper & Goldstein 1997). A atração de predadores por aumento da atividade dos adultos depende dos hábitos dos predadores, e se são diurnos ou noturnos (Roper & Goldstein 1997). Porém, em *C. caudata*, os eventos de predação registrados pelas câmeras foram diurnos, o que não exclui a importância de outros tipos de predadores. Algumas ideias podem surgir a respeito de outros fatores que podem minimizar a predação, a principal delas é a camuflagem da fêmea, uma característica selecionada de forma a evitar a predação dos ninhos (Kirwan & Green 2012, Ribeiro *et al.* 2015). Nesse caso, se a fêmea estivesse no ninho é possível que o predador passasse sem perceber o ninho. Ainda em relação à taxa de visitação ao ninho, *C. caudata* alimentou os filhotes por meio de regurgito trazendo muito alimento em cada chegada ao ninho, ao contrário do que ocorre em espécies insetívoras que trazem poucos itens alimentares a cada visita.

A taxa de sobrevivência diária para *C. caudata* e para *R. gularis* diferiu no sentido de não ser constante entre os períodos de incubação e de ninhego para a última e nem mesmo entre anos e entre ninhadas iniciais e tardias (Lima 2015). Para *R. gularis* a ocorrência de predação foi mais provável justamente no período de incubação, onde é esperado uma menor

taxa de visitação ao ninho, em comparação com a fase de ninhego. Essa fase é energeticamente dispendiosa aos adultos, porque exige que os pais saiam em busca de alimento para os filhotes, aumentando assim a atividade no ninho (Royama 1966; Hails & Bryant 1979; Drent & Daans 1980; Ricklefs & Williams 1984). Como os dois indivíduos incubam os ovos, a taxa de visitação ao ninho ainda pode ser maior (os dois adultos visitando o ninho) e menor (no caso de *C. caudata* por ter cuidado uniparental precisar visitar o ninho mais vezes para manter a temperatura) do que de *C. caudata* onde somente a fêmea cuida da incubação, e isso poderia influenciar a taxa de predação dos ninhos. Ainda assim, o cuidado biparental em *R. gularis* pode não ser uma boa explicação para a predação dos ninhos no período de incubação, uma vez que a taxa de sucesso dos ninhos aumenta no período de ninhego onde seria esperado que os pais apresentassem maior atividade no ninho. As duas espécies são simpátricas e utilizam habitats similares para nidificar: a maioria dos ninhos de *C. caudata* foi localizado sobre o rio, e ninhos de *R. gularis* também foram encontrados em sua maioria próximos a alguma fonte de água corrente (Perrella *et al.* 2015). Um fator diferencial encontrado foi a altura dos ninhos que para *C. caudata* (média igual a 197 cm) foi maior que o dobro da altura onde se encontram os ninhos de *R. gularis* (média igual a 53.3 cm; Perrella *et al.* 2015). Estudos a respeito de quais seriam os potenciais predadores, o que os limitam em cada caso e se são diurnos ou noturnos poderiam esclarecer as diferenças na sobrevivência entre as duas espécies.

A duração total do período de ninho foi maior na espécie de cuidado uniparental *C. caudata* (~36 dias) quando comparada à duração do período de ninho de *R. gularis* (~31 dias, Lima 2015), estando a diferença no período de ninhego em que *R. gularis* tem 5 dias a menos até a saída dos filhotes do ninho. É claro que a taxa de crescimento de *C. caudata* é mais lenta, porque leva mais dias para alcançar o tamanho final. Mas, as duas espécies crescem do mesmo jeito quando usamos a taxa padronizada, com respeito a peso e tarso. Em contraste, o

bico de *R. gularis* começa proporcionalmente maior e cresce mais rapidamente do que em *C. caudata*. Essa diferença pode ser devido à dieta insetívora de *R. gularis* e ao fato de que o filhote precisa de uma ferramenta de captura de comida eficaz ao sair do ninho. Por outro lado, a dieta frugívora de *C. caudata* pode indicar que em vez de gastar energia no crescimento do bico, que sempre funciona para engolir frutos, essa energia pode ser melhor utilizada no desenvolvimento de outras partes do organismo. É possível que se essa energia fosse utilizada para o crescimento do bico a espécie pudesse apresentar um tempo ainda maior até a saída do ninho pelos filhotes. Apesar da espécie também se alimentar e fornecer artrópodes aos filhotes (Fair *et al.* 2013, Ribeiro *et al.* 2015), o fato de apenas um indivíduo alimentar os filhotes pode levar à maior duração do período de ninhego. De qualquer maneira é notável que a espécie *C. caudata*, apesar do cuidado uniparental e do ciclo de ninho relativamente comprido, conseguiu ter o mesmo sucesso reprodutivo em comparação com outra espécie de cuidado biparental.

Assim vemos que a ecologia reprodutiva da população de *Chiroxiphia caudata* apresentou características que mesclam as estratégias lenta e rápida (Ricklefs 2000): a prole pequena ($n = 2$) e o crescimento lento (lentas taxas de crescimento e longos períodos de incubação e ninhego), características da estratégia lenta que é comum em aves de regiões tropicais; enquanto o alto sucesso reprodutivo e a curta duração da estação reprodutiva são comuns em aves de regiões temperadas que possuem estratégia rápida. Essa mescla de características faz sentido para a localização subtropical que essa população foi estudada. *Rhopias gularis* também mesclou as características lenta e rápida mas, não exatamente do mesmo jeito (Lima 2015). Ambas as espécies possuem ninhadas pequenas contrariando a hipótese de que a prole pequena na região subtropical se deve à predação, assim como as proles pequenas na região tropical. Isso mostra que a predação não é um fator que pode explicar a redução do tamanho das ninhadas nas regiões tropicais.

A necessidade de conhecimento básico a respeito da ecologia reprodutiva das espécies de aves de todas as regiões é um fator fundamental para montar o quebra-cabeça desse paradigma latitudinal. Porém, conforme as peças vão sendo desvendadas e unidas, algumas perguntas novas surgem e vão redesenhando as pesquisas. Incluir *C. caudata* em um contexto latitudinal e também fazer a comparação dessa espécie com outra simpátrica e filogeneticamente distante trouxe algumas novas questões: Até que ponto as restrições filogenéticas impedem a ocupação de novas regiões? Se um fator ambiental na história passada de um determinado clado fixou uma prole em um determinado tamanho, serão os fatores ambientais do hoje os responsáveis por essa característica? Até que ponto fatores atuais podem influenciar nisso?

Há muito mais que apenas tentar incluir as características de história de vida em padrões latitudinais. Em um dado ponto específico do espaço e do tempo sempre há um conjunto de fatores que influenciam não somente as condições presentes, como também podem e interferem nas características futuras em uma linhagem. Existem muitos fatores ambientais que podem alterar a disponibilidade de alimentos esperada para um local. Nos gradientes latitudinais a incidência solar têm grande influência sobre a produtividade primária das regiões. Regiões onde é esperado que sejam altamente produtivas, ou extremamente sazonais, podem ser influenciadas pela presença de correntes marinhas, áreas de ressurgência, desertos, cadeias de montanhas, etc. Com o acréscimo de conhecimento a respeito da biologia básica das espécies em locais diversos, e que incluam outros fatores além da latitude nas amostras, permitirão estudos macro - evolutivos que poderão vir a esclarecer e redesenhar muitos padrões.

BIBLIOGRAFIA

- BAKER, J. R. The relation between latitude and breeding seasons in birds. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 108, p. 557–582. 1939.
- BOYCE, A. J.; FREEMAN, B. G.; MITCHELL, A. E.; MARTIN, T. E. Clutch size declines with elevation in tropical birds. **The Auk**, v.132, p. 424-432. 2015.
- BRAGA, T.V. **Padrões no cuidado parental em passeriformes tropicais e temperados**. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação), Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Paraná, 2016.
- CHARNOV, E. L.; KREBS, J. R. On clutch size and fitness. **Ibis**, v.116, p. 217–219. 1974.
- CLUTTON-BROCK, T. H. **The evolution of parental care**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 1991.
- CODY, M. L. A general theory of a clutch size. **Evolution**, v.20, p. 174–184. 1966.
- CROWELL, K. L.; ROTHSTEIN, S. I. Clutch sizes and breeding strategies among bermudan and north american passerines. **Ibis**, v.123, p. 42-50. 1981.
- DOBZHANSKI, T. Evolution in the tropics. **American Scientist**, v.38, p. 209-221. 1950.
- DRENT, R. H.; DAAN, S. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. **Ardea**, v.68, p. 225-252. 1980.
- FAIR, J. M.; RYDER, T. B.; LOISELLE, B. A.; BLAKE, J. G.; LARSON, T. E.; DAVIS, P.; SYME, J.; PERKINS, G. B.; HEIKOOP, J.M. Estimates of a dietary overlap for six species of Amazonian manakin birds using stable isotopes. **Environmental and Health Sciences**. 2013. DOI : 101080/10256016.2013.784702.
- GILL, S. A.; HAGGERTY, T. M. A comparison of life-history and parental care in temperate and tropical wrens. **Journal of Avian Biology**, v. 43, p. 1-11. 2012.
- GRIEBELER, E. M.; CAPRANO, T.; BÖHNING-GAESE, K. Evolution of avian clutch size

along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter? **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, p. 888–901. 2010.

HAILS, C. J.; BRYANT, D. M. Reproductive energetics of a free living bird. **Journal of Animal Ecology**, v.48, p. 471-482. 1979.

HILLE, S. M.; COOPER, C. B. Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework. **Biological Reviews**, v. 90, p. 204–213. 2015.

HÖGESTEDT, G. Evolution of clutch size in birds: adaptative variation in relation to territory quality. **Science**, v.210, p. 1148-1150. 1980.

JANZEN, D. H. Why mountain passes are higher in the tropics. **The American Naturalist**, v.101, p. 233-249. 1967.

JENKINS, R. **Ecology of the three species of Saltators with special reference to their frugivorous diet**. Ph.D. Thesis. Harvard University, 318p. 1969.

JETZ, W.; SEKERCIOGLU, C. H.; BÖHNING-GAESE, K. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. **PLoS Biology**, v.6:e303, 2008.

KIRWAN, G. M.; GREEN, G. Cotingas and manakins. **Princeton University Press**. p. 309-313. 2012.

LACK, D. The significance of clutch size. **Ibis**, v.89, p. 309–352. 1947.

LILL, A. Lek behavior in the Golden-headed Manakin *Pipra erythrocephala* in Trinidad (West Indies). **Fortsch. Verhalt**, v.18, p. 1–83. 1976.

LIMA, A. M. X. **Star-throated Antwren (*Rhopias gularis* : *Thamnophiliadae*) reproduction in subtropical Brazil – mixing tropical and temperate strategies**. Tese (Doutorado em Ecologia e Conservação), Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Paraná, 2015.

MacARTHUR, R.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**, Princeton

University Press, ISBN 0-691-08836-SM. 1967.

MARQUES-SANTOS, F.; BRAGA, T. V.; WISCHHOFF, U.; ROPER, J. J. Breeding biology of passerines in the Subtropical Brazilian Atlantic Forest. **Ornitologia Neotropical**, v.26, p. 363-374. 2015.

MARTIN, T. E. Food as a limitation breeding birds: a life-history perspective. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.18, p. 453-487. 1987.

MARTIN, T. E.; GEUPEL, G. R. Nest-monitoring plots: methods for locating nests and monitoring sucess. **Journal of Field Ornithology**, v.64, p. 507–519. 1993.

MARTIN, T. E. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. **Ecological Monographs**, v.65, p. 101-127. 1995.

MARTIN, T E. Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? **Journal of Avian Biology**, v.27, p. 263–272. 1996.

MARTIN, T. E.; MARTIN, P. R.; OLSON, C. R.; HEIDINGER, B. J.; FONTAINE, J. J. Parental care and clutch sizes in North and South American Birds. **Science**, v.287, p. 1482-1485. 2000.

MARTIN, T. E. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. **Proceedings of Royal Society of London B**, v.269, p. 309-316. 2002.

MARTIN, T. E. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? **Auk**, v.121, p. 289–301. 2004.

MARTIN, T. E. Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. **Science**, v.349, p. 966–970. 2015.

MORTON, E. S. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. **The American Naturalist**, v.107, p. 8-22. 1973.

PERRELLA, D. F.; BIAGOLINI - JÚNIOR, C. H.; RIBEIRO – SILVA, L.; ZIMA, P. V. Q.;

GALETTI, P. M.; FRANCISCO, M. R. Nest, eggs, and nestlings of the Atlantic forest endemic Star-throated Antwren (*Rhopias gularis*). **The Wilson Journal of Ornithology**, v.120, p. 319-323. 2015.

PIANKA, E. R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. **The American Naturalist**, v.100, p. 33–46. 1966.

PIANKA, E. R. On r- and k- selection. **The American Naturalist**, v.104, p. 592-597. 1970.

RÉALE, D.; GARANT, D.; HUMPHRIES, M. M.; BERGERON, P.; CAREAU, V.; MONTIGLIO, P.-O. Personality and the emergence of the peace-of-life syndrome concept at the population level. **Proceedings of the Royal Society of London Series B : Biological Sciences**, v.365, p. 4051–4063. 2010.

REGINATO, M.; GOLDENBERG, R. Análise florística, estrutural e fitogeográfica da vegetação em região de transição entre as Florestas Ombrófilas Mista e Densa Montana, Piraquara, Paraná, Brasil. **Hoeheia**, v.34, p. 349–364. 2007.

RIBEIRO, R. D.; McCORMACK, J. E.; ÁLVAREZ, H. G.; CARRASCO, L.; GREYER, G. F.; MENA-OLMEDO, P.; SEDANO, R.; SMITH, T. B.; KARUBIAN, J. Loss of sexual dimorphism is associated with loss of lekking behavior in the green manakin *Xenopipo holochora*. **Journal of Avian Biology**, v.46, p. 1-8. 2015.

RICKLEFS, R. E. An analysis of nesting mortality in birds. **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 9, p. 1–48. 1969.

RICKLEFS, R. E. Comparative demography of new world populations of thrushes (*Turdus* spp.). **Ecological Monographs**, v.67, p. 23–43. 1997.

RICKLEFS, R. E. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. **The Condor**, v.102, p. 9-22. 2000.

RICKLEFS, R. E.; BRAWN, J. Nest attentiveness in several Neotropical suboscine passerine

birds with long incubation periods. **Journal of Ornithology**, v.154, p. 145–154. 2013.

RICKLEFS, R. E.; WILLIAMS, J. B. Daily energy expenditure and water turnover rate of adult Europe Starlings (*Sturnus vulgaris*) during the nest cycle. **The Auk**, v.101, p. 707-716.

ROPER, J. J. Try and try again: nest predation favors persistence in a tropical bird. **Ornitología Neotropical**, v.16, p. 253–262. 2005.

ROPER, J. J.; GOLDSTEIN, R. R. A test of the Skutch hypothesis: does activity at nests increase nest predation risk? **Journal of Avian Biology**, v.28, p. 11-116. 1997.

ROPER, J. J.; SULLIVAN, K. A.; RICKLEFS, R. E. Avoid nest predation when predation rates are low, and other lessons: testing the tropical-temperate nest predation paradigm. **Oikos**, v.119, p. 719–729. 2010.

ROYAMA, T. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. **Ibis**, v.108, p.313-347.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature methods**, v.9, p. 671-675. 2012.

SKUTCH, A. F. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? **Ibis**, v.91, p. 430–455. 1949.

SKUTCH, A. F. A breeding bird censuses and nesting success in Central America. **Ibis**, v.108, p. 1-16. 1966.

SKUTCH, A. F. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. **Ornithological Monographs**, v.36, p. 575–594. 1985.

SLAGSVOLD, T. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. **Oecologia**, v.54, p. 159–169. 1982.

SNOW, D. W. A field study of the black and white manakin, *Manacus manacus*, in Trinidad.

Zoologica, v.47, p. 65–104. 1962.

SNOW, D. W. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest.

Oikos, v.15, p. 274–281. 1965.

SNOW, D. W. The nest as a factor determining clutch-size in tropical birds. **Journal of**

Ornithology, v.119, p. 227–230. 1978.

SNOW, D. W.; SNOW, B. The Ochre-bellied Flycatcher and the evolution of lek behavior.

Condor, v.81, p. 286–292. 1979.

SNOW, D. W. Family Pipridae (manakins). In: del Hoyo, J.; Elliot, A.; Christie, D. A. (eds)

Handbook of the Birds of the World, Lynx Editions, Barcelona, v.9, p. 110–168.

2004.

SNOW, D. W. Blue Manakin (*Chiroxiphia caudata*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J.,

Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). **Handbook of the Birds of the World Alive**.

Lynx Edicions, Barcelona, 2016. (Disponível em <<http://www.hbw.com/node/57085>>.

Acesso em 18 de fevereiro de 2016).

TIELEMAN, I. B.; WILLIAMS, J. B.; RICKLEFS, R. E.; KLASING, K. C. Constitutive

innate immunity is a component of the pace-of-life syndrome in tropical birds.

Proceedings of Royal Society of London B, v.272, p. 1715–1720. 2005.

VEERSTEEGH, M. A.; SCHWABL, I.; JAQUIER, S.; TIELEMAN, I. B. Do immunological,

endocrine and metabolic traits fall on a single pace-of-life axis? Covariation and

constraints among physiological systems. **Journal of Evolutionary Biology**, v.25, p.

1864–1876. 2012.

WHITE, G. C.; BURNHAM, K. P. Program MARK: Survival estimation from populations of

marked animals. **Bird Study**, v.46, (Supplement) p.120–139. 1999.

WILLIS, E. O.; ONIKI, Y. Birds of Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil: do humans add or

substract species? **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v.42, p. 193-264. 2002.

ZIMMER, K.; ISLER, M. L. Star-throated Antwren (*Myrmotherula gularis*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). **Handbook of the Birds of the World Alive**. Lynx Edicions, Barcelona, 2016. (Disponível em <<http://www.hbw.com/node/56720>>. Acesso em 4 de Março de 2016).

Tabela 1 - Estimativa da taxa de sobrevivência diária para *Chiroxiphia caudata*, com modelos que consideram a incubação e a fase de ninhego separadamente com os respectivos valores de AICc que permitem notar que a taxa é constante independente do período.

Estágio	Estimativa (SE)	Intervalo de confiança	AICc	Δ AICc	Desvio
		95%			
Incubação	0,975 (0.009)	0,95-0,99	95,3	0	91,27
Ninhego	0,992 (0.005)	0,98-0,99			
Total	0,985 (0.005)	0,97-0,99	96,3	1	94,29
Estagio*Tempo			279,4	184	55,8

Tabela 2 - Comparação entre adultos de *Chiroxiphia caudata* e *Rhopias gularis* nas variáveis morfológicas e o peso. Estas medidas incluem os valores máximos que foram utilizadas para a padronização relativa das taxas de crescimento (Figura 2).

Medida	Espécie				
	<i>Chiroxiphia caudata</i> (n = 41)			<i>Rhopias gularis</i> (n = 11)	
	Valor máximo	Média	Erro padrão	Valor máximo	Média
Cabeça (mm)	20,51	18,76	0,18	16,12	15,46
Bico (mm)	9,94	8,08	0,12	8,61	7,88
Largura do bico (mm)	5,38	4,36	0,09	3,2	2,95
Espessura do bico (mm)	5,64	4,74	0,07	2,92	2,72
Tarso (mm)	28,52	24,65	0,28	22,95	22,47
Peso (g)	29,06	25,4	0,25	13,2	11,7

Figura 1

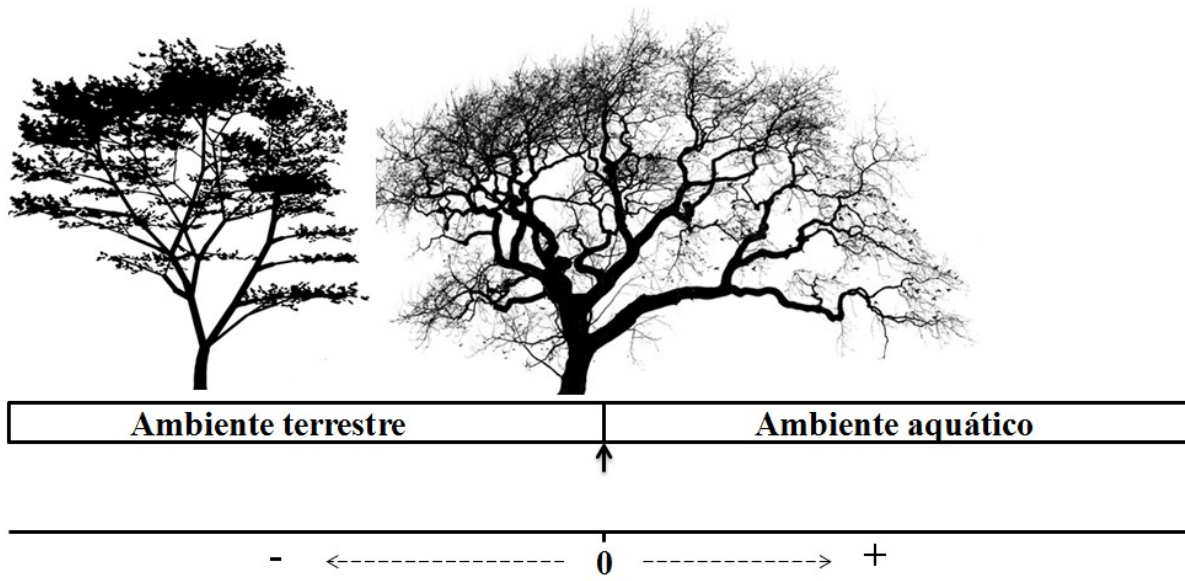


Figura 2

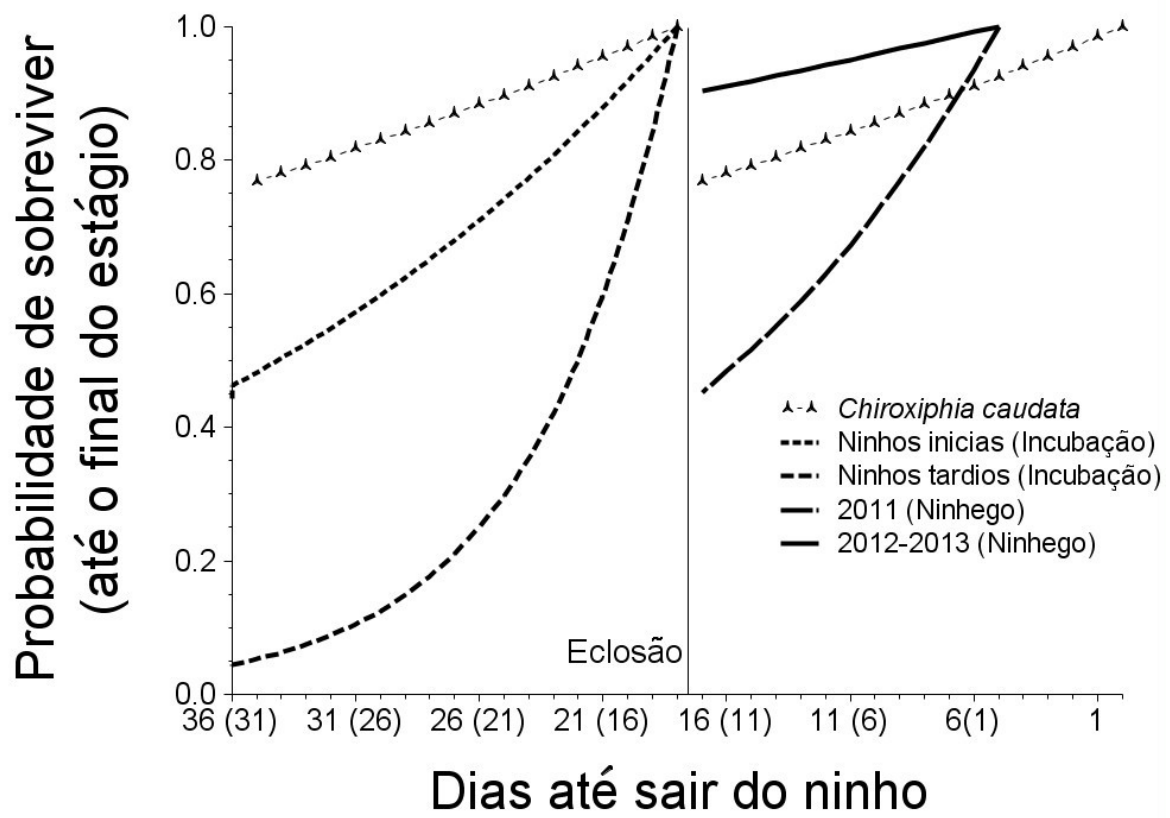
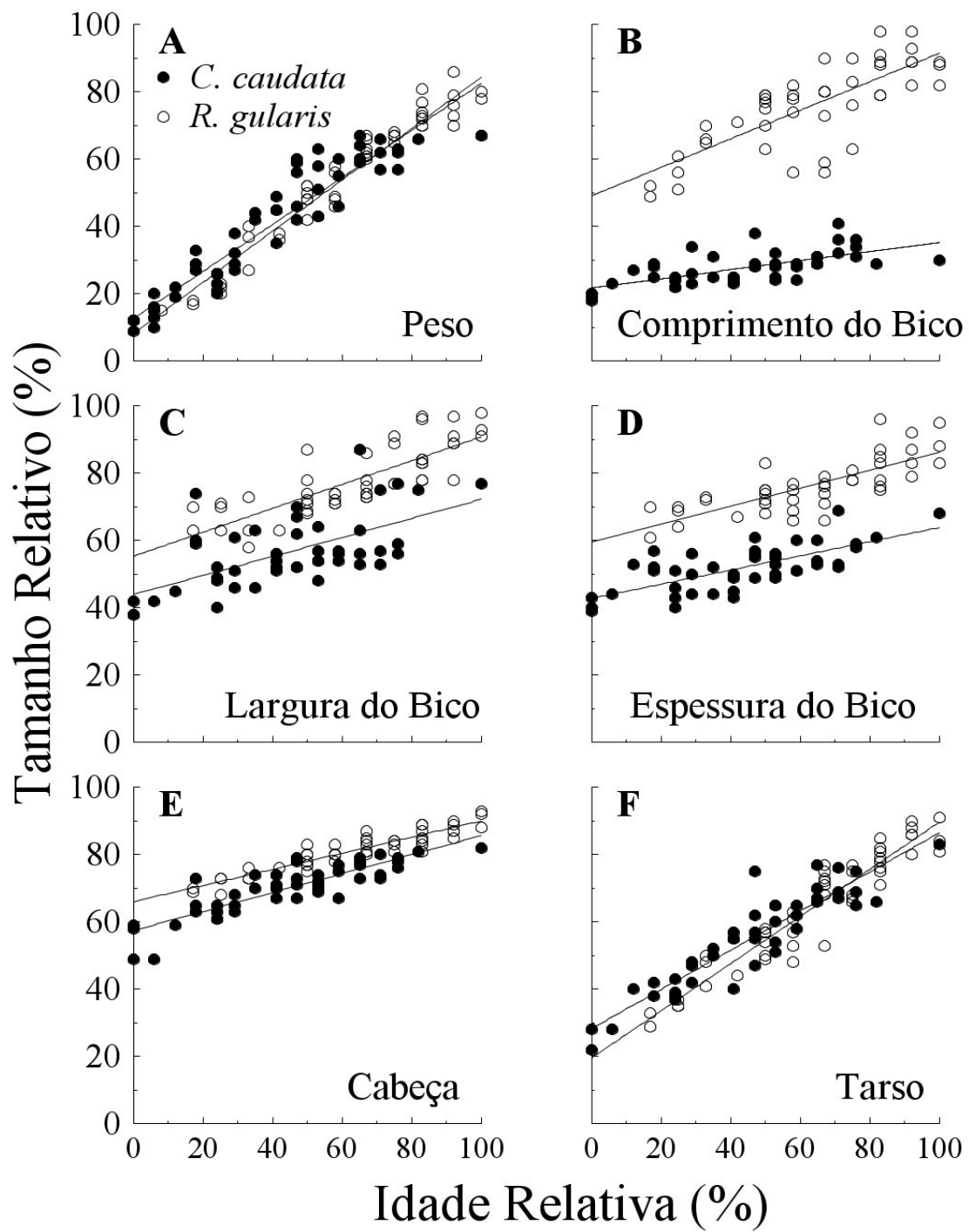


Figura 3



ANEXOS

Anexo I : Espécies de árvores onde foram encontrados ninhos de *Chiroxiphia caudata*. As exsicatas de exemplares contendo estruturas reprodutivas foram depositadas no Herbário do Departamento de Botânica, UPCB, da Universidade Federal do Paraná.

Família	N de ninhos	Identificação (n)
Myrtaceae	13	<i>Eugenia sp.</i> (5), <i>Myrcia sp.</i> (1), NI (7)
Monimiaceae	2	<i>Mollinedia sp.</i> (2)
Solanaceae	2	<i>Solanum sp.</i> (1), NI (1)
Melastomataceae	1	<i>Miconia sellowiana</i> (1)
Moraceae	1	<i>Sorocea bonplandii</i> (1)
Poaceae	1	<i>Merostachys sp.</i> (1)
Rubiaceae	1	<i>Psychotria suterella</i> (1)

Anexo II: Medidas morfológicas dos machos e fêmeas adultos de *Chiroxiphia caudata*

Medidas	Sexo					
	Fêmeas (n = 12)			Machos (n = 27)		
	Média	Erro padrão	Valor máximo	Média	Erro padrão	Valor máximo
Cabeça (mm)	18,78	0,38	20,51	18,69	0,21	20,02
Comprimento do bico (mm)	8,59	0,18	9,94	7,79	0,13	8,97
Largura do bico (mm)	4,52	0,15	5,38	4,24	0,11	5,2
Espessura do bico (mm)	4,84	0,11	5,6	4,66	0,10	5,64
Tarso (mm)	23,14	0,39	25,2	25,38	0,3	28,52
Cauda (mm)	55,87	1,68	68,18	62,8	0,83	68,2
Diâmetro do olho (mm)	5,84	0,13	6,76	5,25	0,08	6,18
Boca (mm)	14,99	0,48	17,61	14,72	0,32	18,36
Narina-ponta (mm)	5,89	0,17	6,74	5,67	0,16	7,31
Asa (mm)	73,61	0,17	85,3	76,42	0,63	83,06
Peso (g)	25,7	0,6	29,06	27,94	0,23	27,94